VARIATIONS DE L'ACTIVITÉ NATATOIRE DE LA SOLE (*SOLEA SOLEA* L.) AU COURS DE L'ONTOGENÈSE: ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DU RÔLE DE QUELQUES FACTEURS INTERNES ET EXTERNES

par

Christian CASTELBON, Gisèle CHAMPALBERT,
Laurence LE DIREACH-BOURSIER, Claude MACQUART-MOULIN,
et Gilbert PATRITI (1)

RÉSUMÉ. - L'influence de plusieurs facteurs internes (rythme endogène, âge) et externes (gravité, lumière, salinité, pression) sur les variations d'activité natatoire de la sole *Solea solea* (L.) au cours de l'ontogenèse, a été analysée par une approche expérimentale. Celle-ci a permis de mettre en évidence une évolution des comportements susceptible d'expliquer certaines caractéristiques de répartition des différents stades dans le milieu naturel et d'envisager la possibilité de déplacements actifs entre les frayères localisées au-dessus du plateau continental et les nourriceries côtières.

ABSTRACT. - Variations in locomotory activity of soles (*Solea solea* L.) during development. Experimental study of internal and external factors.

The effects of internal (endogenous rhythm, age) and external (gravity, light, salinity, pressure) factors on swimming activity and orientation of young soles (*Solea solea* L.) are studied in different experimental tanks and conditions. Visual observations and permanent detection by photoelectric barriers provide informations on activity and distribution of soles of different sizes, from hatching to 30 to 35 mm juveniles. These experiments agree with studies carried out in the sea; they could explain some distribution peculiarities of the different stages observed in the gulf of Gascogne. The hypothesis of active movements occurring in transport mechanisms is emphasized by the daily vertical migrations; during these upwards and downwards movements, mainly controled by light, other external factors such as salinity and pressure may induce variations of sole swimming activity.

Mots-clés. - Soleidae, *Solea solea*, Swimming activity, Ontogeny, Experimental study.

Les frayères de soles *(Solea solea)* sont parfois localisées assez loin du rivage, sur le plateau continental. Ainsi, dans certains secteurs du golfe de Gascogne, baie de la Vilaine par exemple, la ponte s'effectue sur des fonds de 40 à 100 m, entre 40 et 80 km des côtes (Arbault *et al.*, 1984; Koutsikopoulos *et al.*, 1989). Les juvéniles, jamais récoltés au niveau des frayères, sont essentiellement pêchés à proximité du rivage et dans les estuaires où se situent les nourriceries (Marchand *et al.*, 1989). La question des modalités du transport des larves et des juvéniles se pose. La courantologie locale, en particulier les courants résiduels parallèles au rivage, ne favorisent pas un transport vers les zones côtières. Les phénomènes de diffusion peuvent être en partie responsables des déplacements constatés (Koutsikopoulos *et al.*, sous presse). Toutefois, l'existence d'un transport actif faisant intervenir des migrations verticales et horizontales n'est pas à exclure.

(1) Centre d'Océanologie de Marseille, Campus de Luminy, Case 901, 13288 Marseille Cedex 9, FRANCE.

Cybium 1991, 15(3): 175-183.

La connaissance des mécanismes des migrations des larves et des juvéniles s'avère donc nécessaire, mais une étude expérimentale *in situ*, qui serait idéale, est difficilement envisageable du fait de la complexité du milieu naturel où les conditions sont peu contrôlables. En revanche, au laboratoire, une étude des effets, d'abord isolés puis conjoints, du rythme interne et de quelques facteurs externes d'orientation ou non (lumière, gravité, pression, courants, température, salinité, alimentation, sédiments) a été réalisée dans le cadre du Programme National sur le Déterminisme du Recrutement. Ces facteurs peuvent intervenir sur les mouvements verticaux et horizontaux des stades larvaires et des premiers stades juvéniles.

L'objectif de cette note est de montrer l'évolution, au cours de l'ontogenèse, des réactions locomotrices observées expérimentalement à la suite de variations du rythme endogène et de quelques facteurs externes: lumière, gravité, pression et salinité.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les animaux (entre 2 jours et 4 mois c'est-à-dire entre 4 mm et 30 à 35 mm) utilisés pour l'expérimentation proviennent essentiellement de stations d'élevage. Toutefois, le comportement d'un petit nombre de soles du milieu naturel (plancton de Méditerranée et du golfe de Gascogne) a également été observé. Maintenues au laboratoire à température constante (14°C) sous un éclairement naturel, les soles sont nourries, selon leur âge, soit avec des *nauplii* vivants d'*Artemia*, soit avec des *Artemia* congelés ou des fragments de polychètes. Au cours des expériences, les animaux ne sont pas nourris, afin de maintenir des conditions toujours identiques.

Divers dispositifs expérimentaux ont été utilisés. Les uns, actographes et actotaxigraphes (Macquart-Moulin, 1979; Castelbon, 1987), permettent une étude des variations de l'activité natatoire et de la répartition verticale par détection des animaux à l'aide de barrages optoélectroniques travaillant en infrarouge. Les autres permettent l'observation des réactions d'orientation en éclairement horizontal (Macquart-Moulin, 1976). Associées à ces dispositifs de détection, des cuves de plusieurs types ont été utilisées:
- cuves verticales cylindriques en métacrylate transparent (50 x 12 cm et 90 x 20 cm) ou en PVC opaque et en forme de "U" (Macquart-Moulin, 1976, 1979); ces cuves sont placées dans des enceintes obscures thermostatées et peuvent être éclairées par une lumière naturelle ou artificielle; dans ce cas la période de variation est programmée;
- cuves parallélépipédiques transparentes de petites dimensions (7 x 10 x 17 cm) pour les observations des réactions géotaxiques;
- cuves horizontales transparentes, en métacrylate (80 x 26 x 8 cm) pour une partie de l'étude des réactions d'orientation à la lumière, phototaxie et photocinèse. Les animaux sont alors exposés à une source donnant un faisceau de lumière blanche parallèle dont l'intensité peut être diminuée par addition de filtres neutres. Un projecteur infrarouge et un convertisseur permettent l'observation à faible éclairement ou à l'obscurité (Macquart-Moulin, 1979).

Par ailleurs, des dispositifs spéciaux adaptés aux actographes et actotaxigraphes (Macquart-Moulin *et al.*, 1989) permettent de réaliser des variations de pression cycliques de période et d'amplitude prédéterminées.

Trois types de traitement de données ont été utilisés: actogrammes montrant les variations horaires d'activité (nombre d'interruptions de faisceau), périodogrammes basés sur la méthode des périodogrammes de Williams et Naylor (1978) ou Whittacker et Robinson (1926), actotaxigrammes traitant les variations spatio-temporelles des animaux en fonction du temps (Castelbon, 1987; Champalbert et Castelbon, 1989).

Un indice de phototaxie, dérivant de l'indice de Rimet (1966) a été calculé. La cuve horizontale est arbitrairement divisée en 3 parties affectées d'un coefficient selon leur position par rapport à la source lumineuse: -1 pour la partie la plus éloignée de la source, +1 pour la partie la plus proche, 0 pour la partie centrale. A l'issue de l'expérience, le nombre de soles notées dans chaque partie est multiplié par le coefficient respectif. La somme des produits est divisée par le nombre total d'animaux. Quand toutes les réactions sont positives, l'index de phototaxie est égal à +1; il est égal à -1 quand toutes les réactions sont négatives, 0 indiquant la neutralité.

RÉSULTATS

Rythme endogène

Après l'éclosion, les larves (stade 1) ne présentent pas d'activité périodique à l'obscurité totale. Par la suite, un rythme circadien s'instaure progressivement. Jusqu'à 2 semaines environ (stades 2 et 3), l'activité diurne est souvent élevée pour la plupart des animaux, puis au cours de l'ontogenèse, l'activité nocturne s'intensifie alors que l'activité diurne diminue. A partir de la métamorphose, avec le passage du mode de vie pélagique au mode de vie benthique, le rythme circadien se caractérise par une acrophase pendant les heures nocturnes et une activité faible pendant les heures diurnes. La période du rythme endogène varie entre 23 et 25 heures. En lumière permanente, le rythme endogène est souvent plus difficile à mettre en évidence en raison des effets inhibiteurs de la lumière sur les nages en pleine eau.

Lumière

La lumière a été considérée comme un facteur d'orientation (phototaxie) et comme un facteur dynamique (photocinèse) au cours de tests ponctuels et d'expériences de plus longue durée (24 h) sur des animaux adaptés à la lumière et à l'obscurité.

Phototaxie. Chez les larves de 2 à 3 jours, on n'observe pas de réactions franches. Entre 7 jours et la métamorphose, il y a une photoinhibition vers 5.10^4 $\mu W.cm^{-2}$; la phototaxie, positive entre 10^3 et 1 $\mu W.cm^{-2}$ devient négative vers 10^{-2}, 10^{-3} $\mu W.cm^{-2}$ (Fig. 1). A partir de la métamorphose, jusqu'à 3 mois environ (taille approximative de 30 mm), la phototaxie reste positive à presque tous les éclairements, au moins jusque vers 10^{-4}, 10^{-5} $\mu W.cm^{-2}$. L'indice de phototaxie s'accroît aux intensités crépusculaires, il est maximal aux éclairements nocturnes, vers 10^{-2} $\mu W.cm^{-2}$. Chez les juvéniles atteignant une taille de plus de 30 mm, la phototaxie tend à devenir négative. Durant les premiers jours suivant l'éclosion, et jusqu'à la métamorphose, les larves restent toujours positives aux éclairements diurnes; elles ne présentent pas de rythme de photosensibilité. Aux autres éclairements, l'intensité des réactions diminuant, on observe une plus grande dispersion; aux éclairements nocturnes, et seulement dans des expériences de courte durée en lumière artificielle, une photonégativité est apparue vers 10^{-2}, 10^{-3} $\mu w.cm^{-2}$ chez les larves. Chez les juvéniles les plus âgés (à partir de 35 mm environ), des tests de longue durée ont montré qu'une photonégativité apparaît aux intensités diurnes et nocturnes. Au crépuscule et à l'aube, l'activité est accrue et les animaux sont légèrement photopositifs.

Photocinèse. La cinèse, faible après l'éclosion, augmente progressivement avec l'âge, surtout aux éclairements de valeurs diurnes, parallèlement à la photopositivité. La métamorphose est marquée par un renforcement de la photoinhibition aux intensités diurnes; à ce moment, puis chez les juvéniles plus âgés, la photocinèse devient maximale aux intensités crépusculaires ou nocturnes.

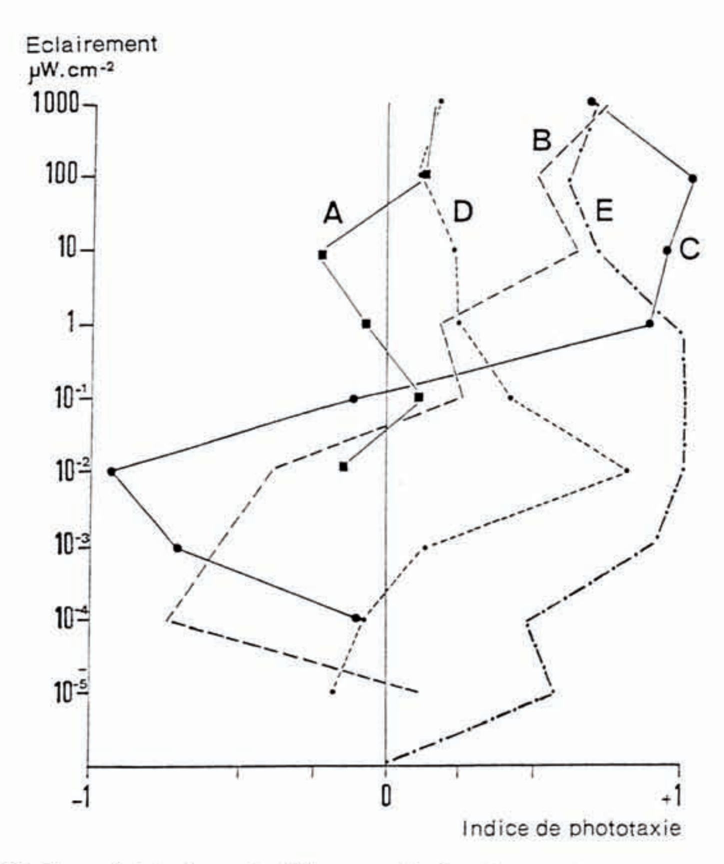


Fig. 1. - Réactions phototaxiques de différents stades larvaires et métamorphosés de soles, pour des éclairements compris entre 10^{-5} et 10^{3} μW.cm^{-2} (A: 2 jours; B: 8 jours; C: 16 jours; D: 30 jours; E: 60 jours). [*Fig. 1. - Phototactic reactions of different larval and juveniles stages of soles at irradiances between 10^{-5} and 10^{-3} μW.cm^{-2} (A: 2 days; B: 8 days; C: 16 days; D: 30 days; E: 60 days).*]

Au-delà de 30 mm, et indépendamment de l'intensité lumineuse, une polyphasie apparaît avec une augmentation d'activité.

Comportement sous éclairement vertical dans des gradients lumineux (lumière blanche parallèle). Dans des gradients de différentes amplitudes et niveaux lumineux, les larves (à partir du stade 2) s'accumulent rapidement dans la partie la plus éclairée, quelle que soit la valeur de l'intensité maximale (Fig. 2). Les juvéniles de taille supérieure à 30 mm ont un comportement voisin de celui des larves avant la métamorphose. Dans les gradients à maximum élevé (correspondant à des éclairements diurnes), la plupart des animaux se rassemblent dans les zones où l'intensité lumineuse est faible (correspondant à des éclairements nocturnes ou crépusculaires).

Gravité

Géotaxie. Les observations et les enregistrements automatiques ont montré une évolution du comportement géotaxique au cours de l'ontogenèse. Ce comportement est sous la dépendance de la lumière. Après l'éclosion, les larves,

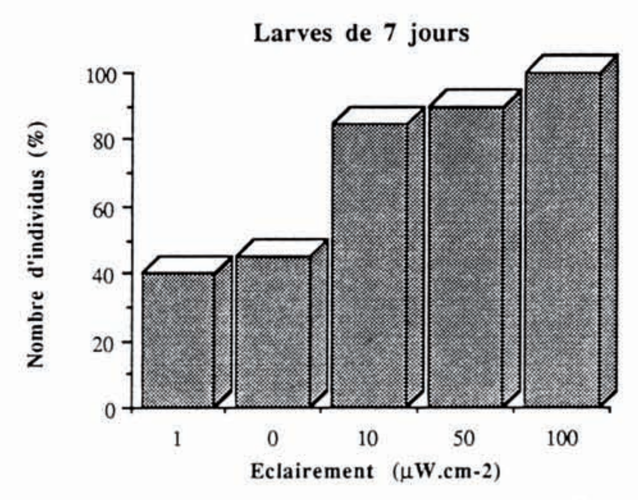


Fig. 2. - Répartition de larves de 7 jours sous un éclairement vertical en présence d'un gradient lumineux. [*Fig. 2. - Distribution of 7 day-old larvae in a light gradient, under a vertical light beam.*]

géopositives, restent à proximité du fond, puis entre 8 jours et la métamorphose un changement de comportement apparaît: la géopositivité tend à disparaître (on note 80% de nage à l'obscurité) et la distribution des animaux en cuves verticales devient assez uniforme. A la métamorphose il y a réinstallation d'un comportement géopositif en présence d'éclairements diurnes. La géonégativité ne se manifeste que lorsque l'intensité lumineuse est inférieure à 1 μW.cm^{-2}. Les seuils d'inversion de la géotaxie sont déterminés de façon précise au cours de variations lumineuses pas à pas. Voisin de 10^{-1} μW.cm^{-2} une semaine après l'éclosion, le seuil diminue avec l'âge jusqu'à des valeurs proches de 10^{-4} μW.cm^{-2} chez les juvéniles: il y a donc une augmentation de sensibilité avec l'âge.

Salinité

Plusieurs types d'expériences sont réalisées: à salinités constantes, dans des gradients (couches superposées de différentes salinités: 17/35‰; 5/20/35/50‰), au cours de variations cycliques de salinité de période égale à 6 h, ces variations étant entretenues par un échange d'eau entre deux cuves, l'une de faible salinité (10 ou 15‰), l'autre de salinité plus élevée (35 ou 45‰). Dans toutes ces expériences, les observations portent à la fois sur le niveau d'activité, le rythme d'activité (période et phase) et les variations de répartition.

Chez les larves et les juvéniles, le rythme endogène n'est pas modifié dans sa période ni dans sa phase chez les animaux maintenus dans une eau de salinité inférieure à la salinité d'origine ou dans des gradients de salinité (Fig. 3). La synchronisation du rythme par les variations de lumière n'est pas altérée par les faibles salinités ni par les gradients. En revanche, la dessalure provoque une augmentation de l'activité. Ainsi, à l'obscurité, des variations cycliques de salinité se traduisent, chez les larves, par une alternance de phases d'activité intense et moins intense correspondant respectivement aux phases de salinité faible et élevée (Fig. 4). Chez les juvéniles plus âgés, l'augmentation d'activité consécutive à la diminution de salinité est souvent moins durable que chez les larves (Fig. 5). Quel que soit le stade (larvaire ou juvénile), le rythme endogène n'est pas modifié par les variations cycliques de salinité.

Les conditions halines influent sur la répartition des larves et des juvéniles. D'une façon générale, cette répartition est moins stratifiée en eaux dessalées qu'en

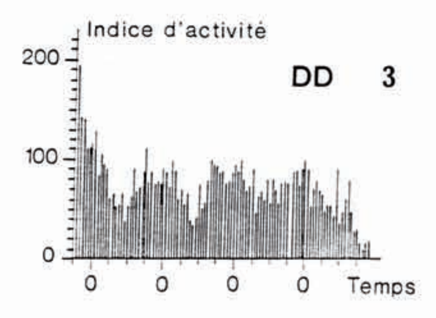


Fig. 3. - Activité natatoire d'un lot de 75 juvéniles de 28 jours maintenus à l'obscurité (DD), en présence d'un gradient de salinité (35‰ au fond et 17‰ en surface). L'indice d'activité (ordonnée) est le nombre de passages détectés par heure, le temps (abscisse) est exprimé en heures TU. [*Fig. 3. - Swimming activity of 75 juveniles 28 day-old, kept in total darkness (DD), in a salinity gradient (35‰ on the bottom, 17‰ at the surface). Activity index (ordinate) indicates the number of passages across the beam; in abscissa, hours are noted in UT.*]

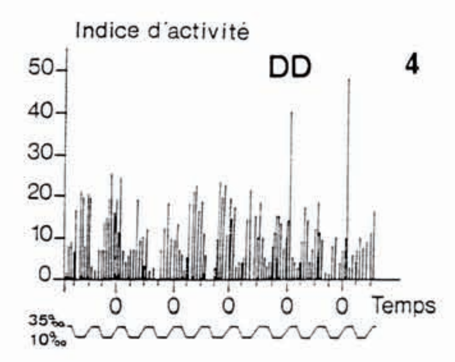


Fig. 4. - Variations de l'activité natatoire d'un lot de 75 jeunes soles de 24 jours maintenues à l'obscurité (DD) et soumises à des variations cycliques de salinité d'une période de 6 h (10‰ entre 6h-12h et 18h-24h; 35‰ entre 12h-18h et 24h-6h). [*Fig. 4. - Swimming activity variations of 75 juveniles 24 day-old kept in total darkness (DD) and subjected to cyclic salinity variations of a 6 h period (10‰ between 6h-12h and 18h-24h; 35‰ between 12h-18h and 24h-6h).*]

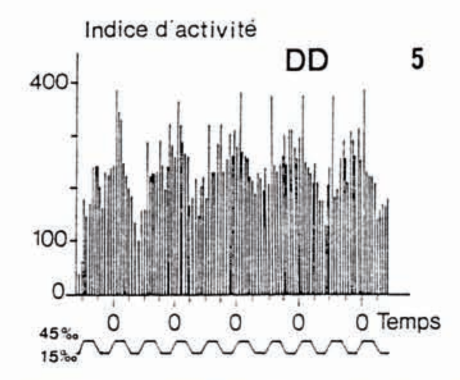


Fig. 5. - Variations de l'activité natatoire d'un lot de 30 juvéniles de 68 jours (30-35 mm) maintenus à l'obscurité (DD) et soumis à des variations cycliques de salinité d'une période de 12 h (45‰ à 15‰). [*Fig. 5. - Swimming activity variations of 30 juveniles 68 day-old kept in total darkness (DD) and subjected to cyclic salinity variations of a 6 h period (15‰ between 6h-12h and 18h-24h; 45‰ between 12h-18h and 24h-6h).*]

eaux à salinité normale ou même supérieure. Ainsi, au cours des cycles de salinité, on peut observer alternativement des phases pendant lesquelles l'activité est concentrée en surface (salinité à 45‰) et des phases ou l'activité est plus dispersée dans toute la colonne d'eau (salinité à 10 ou 15‰) (Fig. 6).

Les fronts de salinité ne semblent pas constituer d'obstacles aux mouvements verticaux. Toutefois, les juvéniles sont peu nombreux dans les zones extrêmement salées (50, 60‰) ou très dessalées (0-10‰), notamment en début d'expérience. En conséquence, il apparaît que la répartition des juvéniles dépend non seulement de la salinité mais surtout de l'éclairement dont les effets sont dominants.

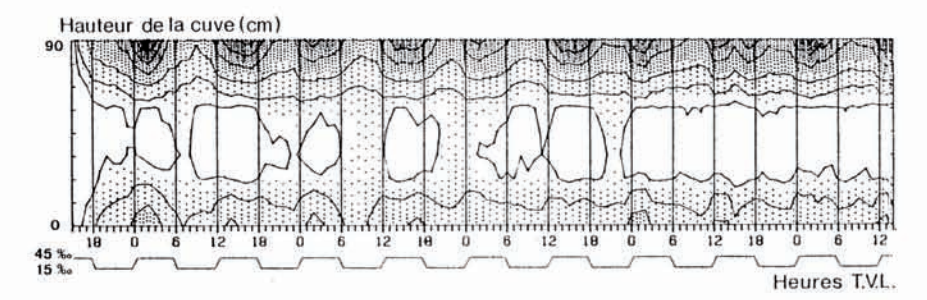


Fig. 6. - Distribution spatio-temporelle de 20 juvéniles de 73 jours maintenus à l'obscurité (DD) et soumis à des variations cycliques de salinité d'une période de 6 h (salinité de 45‰ entre 12h-18h et 24h-6h). [*Fig. 6. - Spatio-temporal distribution of 20 juveniles 73-day-old kept in total darkness (DD) and subjected to cyclic salinity variations of a 6h period (15‰ between 6h-12h and 18h-24h; 45‰ between 12h-18h and 24h-6h).*]

Pression

Deux types de variations de pression ont été considérés: variations cycliques de courte période et de faible amplitude, semblables à celles qui sont produites par les vagues et variations de plus grande amplitude et de longue période, analogues à celles qui sont produites par la marée.

Chez les larves et les juvéniles, des variations cycliques de courte période (6 s) et de faible amplitude (30 mb pour une pression nominale de 1500 mb) provoquent une activation des nages pendant toute la durée des variations cycliques, que celles-ci aient lieu pendant une phase d'activité intense ou faible du cycle journalier. L'intensité de la réponse est maximale 20 à 30 minutes après le début de l'application des variations et la réponse peut se prolonger environ une heure après que les variations ont cessé. Au cours de variations cycliques de longue période (12h) et de forte amplitude (± 400 mb), il y a augmentation des nages vers la surface pendant les diminutions de pression, mais cette augmentation est toujours plus importante quand la baisse de pression se produit pendant les heures d'activité intense. Chez les juvéniles, un rythme endogène de période circatidale peut être initialisé *in vitro* par des variations cycliques de pression (Macquart-Moulin *et al.*, 1989).

DISCUSSION

Les recherches expérimentales sur le comportement, et plus précisément l'activité locomotrice des larves et juvéniles de poissons plats et de soles en particulier, sont encore assez peu nombreuses et concernent rarement l'évolution ontogénique des comportements. Certaines portent sur le rythme endogène (O'Connor, 1972; Gibson, 1976; Champalbert et Castelbon, 1989; Champalbert *et al.*, 1989a, 1989b), d'autres sur les effets de la lumière (Blaxter, 1969, 1972; Champalbert *et al.*, 1989a; Champalbert *et al.*, sous presse), de la salinité (Holliday, 1970; Champalbert *et al.*, 1989a) et enfin de la pression (Qasim *et al.*, 1963; Rice, 1964; Blaxter et Tytler, 1972; Gibson, 1973, 1976, 1982, 1984; Champalbert *et al.*, 1989a; Macquart-Moulin *et al.*, 1989).

Nos travaux, réalisés dans de petits volumes, ne peuvent certainement pas expliquer toutes les variations de comportement observées dans le milieu naturel. Néanmoins, malgré la petite taille de nos modèles expérimentaux, il existe une bonne concordance avec de nombreuses observations réalisées en mer.

Au laboratoire, le rythme endogène d'activité natatoire, qui apparaît chez les larves et les juvéniles, est synchronisé par les variations cycliques de lumière. Les migrations verticales sont contrôlées par la géotaxie, dont l'expression est sous la dépendance de l'éclairement. La géonégativité, qui correspond généralement à une augmentation de cinèse (photocinèse ou orthocinèse), se traduit par des mouvements ascendants. Ainsi, la géonégativité et les variations du sens et de l'intensité de l'activité natatoire au cours de l'ontogenèse, permettent d'expliquer certaines des variations de répartition verticale observées dans le milieu naturel, notamment le maintien en profondeur du premier stade larvaire, la montée progressive dans les couches moins profondes des stades larvaires plus âgés (Koutsikopoulos *et al.*, sous presse), la descente diurne sur le fond des larves en métamorphose et la diminution progressive de l'amplitude des migrations verticales nocturnes des juvéniles.

La phototaxie positive est susceptible d'intervenir dans le contrôle des migrations verticales mais uniquement au-dessous du seuil d'inversion de la géotaxie, c'est-à-dire quand l'intensité lumineuse permet à la géotaxie négative de se manifester: au-dessous de 10 $\mu W.cm^{-2}$ chez les jeunes larves, de 10^{-3} $\mu W.cm^{-2}$ chez les larves récemment métamorphosées et de 10^{-6} à 10^{-7} $\mu W.cm^{-2}$ chez les juvéniles âgés.

On a vu que des variations expérimentales de salinité sont susceptibles d'entraîner des variations d'activité natatoire et de répartition. Les effets de ces variations halines sont particulièrement prononcés à l'obscurité, mais les effets de l'alternance jour-nuit sur l'activité locomotrice sont plus importants et prévalent sur ceux qui sont provoqués par les variations de salinité. Au laboratoire, les larves et juvéniles de soles semblent pouvoir traverser les gradients halins qui ne constituent pas de véritables barrières. Ce comportement, qui facilite la pénétration dans les estuaires, est confirmé par les observations effectuées en mer (Marchand, comm. pers). Il est intéressant de mettre en parallèle, d'une part, les résultats de nos expériences et, d'autre part, la répartition des larves et des juvéniles dans le milieu naturel. En effet, nos expériences montrent une grande sensibilité des larves et une plus grande tolérance des juvéniles aux variations halines. Or, dans le milieu naturel, les premières sont abondantes au large où les variations de salinité sont peu importantes, alors que les secondes se trouvent dans les eaux côtières et estuariennes.

On remarque également que l'extrême sensibilité des juvéniles de soles aux faibles variations de pression peut favoriser l'accumulation vers les zones calmes.

RÉFÉRENCES

ARBAULT S., CAMUS P. & C. LE BEC, 1984. - Estimation du stock de sole (*Solea vulgaris* Quensel) dans le golfe de Gascogne à partir de la production d'oeufs. *J. appl. Ichthyol.*, 4: 145-156.

BLAXTER J.H., 1969. - Visual thresholds and spectral sensitivity of flatfish larvae. *J. exp. Biol.*, 51: 221-230.

BLAXTER J.H., 1972. - Brightness discrimination in larvae of plaice and sole. *J. exp. Biol.*, 57: 693-700.

BLAXTER J.H. & P. TYTLER, 1972. - Pressure discrimination in teleost fish. *Symp. Soc. exp. Biol.*, 26: 417-443.

CASTELBON C., 1987. - Les migrations nycthémérales du zooplancton. Déterminisme expérimental des réactions locomotrices. Thèse d'Etat, Univ. Aix-Marseille 2, 258 pp.

CHAMPALBERT G. & C. CASTELBON, 1989. - Swimming activity rhythms in *Solea vulgaris* (Q.) juveniles. *Mar. Behav. Physiol.*, 14: 201-209.

CHAMPALBERT G., BOURDILLON A., CASTELBON C., CHIKHI D., LE DIREACH-BOURSIER L., MACQUART-MOULIN C. & G. PATRITI, 1989a. - Déterminisme des migrations des larves et juvéniles de soles. *Océanis*, 15(2): 171-180.

CHAMPALBERT G., CASTELBON C., LE DIREACH-BOURSIER L. & A. BOURDILLON, 1989b. - Locomotory activity rhythms in juvenile *Solea vulgaris* Q. and *Scophthalmus maximus* L. (Abstract). *Rapp. P. V. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 191: 484-488.

CHAMPALBERT G., MACQUART-MOULIN C., PATRITI G. & D. CHIKHI, 1991. - Ontogenic fluctuations of the phototaxis in larvae and juvenile sole *Solea solea* L. *J. Exp. mar. Biol. Ecol.* (sous presse).

GIBSON R.N., 1973. - Tidal and circadian activity rhythms in juvenile Plaice, *Pleuronectes platessa*. *Mar. Biol.*, 22: 379-386.

GIBSON R.N., 1976. - Comparative studies on the rhythms of juvenile flatfish. *In*: Biological rhythms in the marine Environment (Decours P.J., ed.), Univ. South Carolina Press, Columbia, South Carolina, USA, 199-213.

GIBSON R.N., 1982. - The effect of hydrostatic pressure cycles on the activity of young Plaice *Pleuronectes platessa*. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 62: 621-635.

GIBSON R.N., 1984. - Hydrostatic pressure and the rhythmic behaviour of intertidal marine fishes. *Trans. am. Fish. Soc.*, 113: 479-483.

HOLLIDAY F.G., 1970. - Salinity, animal, fishes. *In*: Marine Ecology (Kinne O., ed.), Vol. 1(2): 683-1244, Wiley Interscience.

KOUTSIKOPOULOS C., KARAKIRI M., DESAUNAY Y. & D. DOREL, 1989. - Response of sole juveniles to abrupt environmental changes in the bay of Vilaine (Bay of Biscay). Early life history of fish symposium, Bergen, Oct. 1988. *Rapp. P. V. Réun. Cons. int. Explor. Mer.*, 191.

KOUTSIKOPOULOS C., FORTIER L. & J. GAGNE. - Cross-shelf dispersion of Dover Sole eggs and larvae *(Solea solea)* in Biscay Bay and recruitment to inshore nurseries. *J. Pk Res.* (sous-presse)

MACQUART-MOULIN C., 1976. - Rythmes d'activité persistants chez les Peracarides du plancton nocturne en Méditerranée (Amphipodes, Isopodes). *Mar. Behav. Physiol.*, 4: 1-15.

MACQUART-MOULIN C., 1979. - Ecophysiologie comparée des Mysidacées *Hemimysis specluncola* Ledoyer (cavernicole) et *Leptomysis lingvura* G.O. Sars (non cavernicole). L'orientation à la lumière: tests ponctuels. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 38: 287-299.

MACQUART-MOULIN C., CASTELBON C., CHAMPALBERT G., CHIKHI D., LE DIREACH-BOURSIER L. & G. PATRITI, 1989. - The role of barosensitivity in the control of migrations of larvae and juvenile Sole (*Solea vulgaris*): influence of pressure variations on swimming intensity and orientation. Early life history of fish symposium, Bergen, Oct. 1988. *Rapp. P. V. Réun. Cons. int. Explor. Mer.*, 191: 400-408.

MARCHAND J., MARCHAND G. & G. MASSON, 1989. - Process of estuarine colonization by Sole (*Solea solea*): hydrological conditions, behaviour and feeding activity in the Vilaine estuary (France). Early life history of fish symposium, Bergen, Oct. 1988. *Rapp. P. V. Réun. Cons. int. Explor. Mer.*, 191: 287-295.

O'CONNOR J.M., 1972. - Tidal activity rhythm in the Hogchoker *Trinectes maculatus*. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 9: 173-177.

QASIM S.Z., RICE A.L. & E.W. KNIGHT-JONES, 1963. - Sensitivity to pressure changes in Teleost lacking swimbladders. *J. mar. Biol. Ass. India*, 5: 289-293.

RICE A.L., 1964. - Observations on the effect of changes of hydrostatic pressure on the behaviour of some marine animals. *J. mar. Biol. Ass. U. K.*, 44: 163-175.

RIMET M., 1966. - Recherches sur les réactions motrices des daphnies à la lumière blanche. *J. Psychol. norm. pathol.* Fr. 63(2): 171-188.

WHITTACKER E. & G. ROBINSON, 1926. - The calculus of observations. A treatise on numerical mathematics, (Blackie & Son ltd., 4ème ed., 1965), London, Glasgow, 397 pp.

WILLIAMS J.A. & E. NAYLOR, 1978. - A procedure for the assessment of significance of rhythmicity in time-series data. *Int. J. Chronobiol.*, 5: 435-444.

Reçu le 11.01.1991.
Accepté pour publication le 07.06.1991.